Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 329–345	Bonn, Januar 2003

Praomys petteri: une nouvelle espèce des Muridae africains (Mammalia, Rodentia)

E. Van der Straeten, E. Lecompte & C. Denys

Abstract. A systematic revision of the *Praomys tullbergi* complex is presented. Morphological and morphometrical analyses allow to identify a new species in this complex, described herein as *Praomys petteri*, which is distributed in the Central African Republic, in Cameroon and in the Republic of Congo. The study also allows to clarify the problem of the correct allocation of the taxon *lukolelae*. The results of our morphological analyses are congruent with previous and current molecular and cytogenetical studies.

Key words. Muridae, Africa, taxonomy, new species.

Introduction

La systématique des rongeurs Muridae africains a révélé ces dernières années la présence d'un très grand nombre d'espèces «jumelles» qui présentent une forte différentiation génétique et une faible divergence morphologique (Taylor 2000). Parmi ces dernières, on trouve des formes du genre *Praomys* (Rodentia, Muridae) largement répandu en Afrique tropicale, dans les blocs forestiers, de plaine ou de montagne. Les espèces de ce genre préfèrent les biotopes fermés (forêt primaire) à semi-ouverts (forêt dégradée, forêt galerie, lisière, friches). La situation systématique de ce genre est très confuse en particulier en ce qui concerne son contenu spécifique. Le genre *Praomys* comprend d'après Musser & Carleton (1993) 9 espèces, une dixième espèce *P. degraaffi* a été récemment décrite en Afrique centrale (Van der Straeten & Kerbis-Peterhans 1999) et de nombreuses formes restent certainement à décrire ou à redéfinir. C'est en particulier le cas des populations du Cameroun, Congo et RCA, nommées tour à tour *P. morio* (Petter 1965; Matthey 1965), *P. lukolelae* (Petter 1975; Granjon 1991; Genest-Villard 1980; Chevret et al. 1994) puis considérées par Musser & Carleton (1993) comme une espèce non décrite de *Praomys*. Van der Straeten & Dudu (1990) reconnaissent 4 différents groupes d'espèces au sein du genre *Praomys*: le complexe *jacksoni*, le complexe *tullbergi*, le complexe *delectorum* et le complexe *lukolelae*. Musser & Carleton (1993) ont placé les 3 spécimens de la série-type de *lukolelae* au sein du genre *Malacomys*.

Dans ce travail, nous présentons les résultats de l'étude morphologique et biométrique des espèces d'Afrique occidentale et centrale du complexe *tullbergi* et nous faisons le point sur leur systématique.

Revue des travaux antérieurs

En 1939, Allen signale au sein du genre *Praomys* quatre espèces: *P. jacksoni* (Ouganda), *P. tullbergi* (Ghana), *P. morio* (Mont Cameroun) et *P. taitae* (Kenya). Parmi l'espèce *tullbergi* il retient 3 sous-espèces qui seront réhabilitées au rang d'espèce par

les travaux ultérieurs de cytogénétique, de morphologie et de morphométrie. C'est le cas pour *P. rostratus* réhabilité par Van der Straeten & Verheyen (1981). Par contre, la sous-espèce *lukolelae* sensu Allen est devenue une espèce du genre *Malacomys* (Musser & Carleton 1993). Entre temps, Matthey (1958) caractérise un spécimen de *P. tullbergi* de Côte d'Ivoire par un nombre diploïde de 2N=34 et un spécimen de *P. jacksoni* du Congo à 2N=28 (Matthey 1959), confirmant ainsi leur statut spécifique.

Sur la base d'une ressemblance morphologique avec le type de *P. morio*, Petter (1965) attribue à cette espèce des spécimens de RCA. Ainsi, le nom «*morio*» est utilisé pour définir des spécimens du Cameroun (localité type) et de Centrafrique. Mais Matthey (1965) caryotype un «*morio*» de Centrafrique qui est caractérisé par 2N=42, NFa=62 et en 1970 un «*P. morio*» de Bioko possédant un nombre diploïde de 2N=34, NFa=32. Il en déduit que la différence chromosomique est telle que ces deux spécimens ne peuvent pas être conspécifiques.

En 1970, Eisentraut a réalisé des essais de croisement entre des spécimens de *P. morio* du Cameroun et de Bioko avec des *P. tullbergi*, des *P. jacksoni* du Congo et des «*morio*» de République Centrafricaine. Ces différents croisements n'ont donné aucun hybride. Ce résultat confirme ceux de Matthey, soit que *P. morio* et le *Praomys* de RCA à 42 chromosomes sont bien des espèces différentes et que par ailleurs *P. tullbergi* et *P. jacksoni* sont des espèces valides et différentes de *P. morio*.

Les spécimens de RCA, attribués à «*morio*» se révèlent donc appartenir à une autre espèce. C'est ainsi qu'en 1975 Petter rattache les spécimens centrafricains à 42 chromosomes ainsi que ceux du Congo et du Cameroun à la sous-espèce «*lukolelae*» décrite par Hatt (1934), en se référant à la ressemblance morphologique des spécimens avec la description de Hatt. En 1934, Hatt a décrit *lukolelae* comme une sous-espèce de *Praomys tullbergi* de République Démocratique du Congo à partir de spécimens provenant de la rive gauche du fleuve Congo. Granjon (1991) nomme des spécimens du Congo «*P. lukolelae*», se référant à la détermination de Petter (1975).

En 1993, Musser & Carleton placent les trois spécimens types de *P. lukolelae* décrits par Hatt dans le genre *Malacomys* et proposent de placer les individus de RCA nommés par Petter dans une nouvelle espèce de *Praomys*, sans en donner la description. Récemment, de nouveaux spécimens de *Malacomys lukolelae* ont été récoltés à Kikwit (Leirs et al. 1999). A partir de l'étude des collections récentes réalisées en Afrique centrale, il semblerait que la distribution de *Malacomys lukolelae* soit restreinte à la région forestière au sud du fleuve Congo, soit la rive gauche.

Les spécimens de RCA et du Congo, récoltés sur la rive droite du fleuve Congo, nommés *lukolelae* n'appartiennent donc pas à cette espèce, mais à une nouvelle espèce qu'il convient de décrire ici.

Matériel et méthodes

Nous suivrons ici la classification proposée par Musser & Carleton (1993).

Pour cette étude, nous avons étudié respectivement 195 et 50 spécimens de *Praomys* et de *Malacomys* des musées, institutions et collections publiques et privées suivantes: American Museum of Natural History, New York (AMNH); Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh (CM); Centers for Disease Control and Prevention, Atlanta – WHO (CDC) (voir Leirs et al. 1999); Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Koninklijk Museum voor Midden Afrika, Tervuren (KMMA); Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (MHNG); Muséum

National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN); National Museum of Natural History, Washington DC (USNM); Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS); Departement Biologie, Universiteit Antwerpen (RUCA); Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK) et A. Dudu (DUD) de la République Démocratique du Congo.

Les spécimens suivants ont été utilisés: ***Praomys petteri***. – Voir la liste des holotype et paratypes ci-dessous. ***Praomys misonnei***. – République Démocratique du Congo: Batiabongena (DUD 69, 95, 305, 379, 431, 440, 513, 515, 532, 544, 545, 6145, 1052, 1804, 1861, 2216, 2225, 2556, 2584, 2596, 3088, 4354, 4355, 4390); Irangi (SMNS 10555 holotype). ***Praomys rostratus***. – Côte d'Ivoire: Adiopodoumé (KMMA 80.009M0074–80.009M0077, 80.009M0079–80.009M0082, 80.009M0084–80.009M0099, 80.009M0101, 80.009M0105, 80.009M0107–80.009M0114, 80.009M0116–80.009M0118, 80.009M0123–80.009M0139, 80.009M0157–80.009M0159, 80.009M0161, 80.009M0164, 80.009M0166, 80.009M0168–80.009M0171, 80.009M0173–80.009M0177, 80.009M0180–80.009M0188, 80.009M0190–80.009M0192, 80.009M0195, 80.009M0196); Liberia: Mont Koffee (USNM 83836 holotype). ***Praomys tullbergi***. – Côte d'Ivoire: Adiopodoumé (KMMA 80.009M0002, 80.009M0003, 80.009M0005, 80.009M0006, 80.009M0008, 80.009M0010, 80.009M0011, 80.009M0013, 80.009M0018, 80.009M0019, 80.009M0021–80.009M0025, 80.009M0028, 80.009M0030, 80.009M0032, 80.009M0033, 80.009M0035–80.009M0038, 80.009M0040, 80.009M0047, 80.009M0052, 80.009M0055, 80.009M0063, 80.009M0067, 80.009M0068, 80.009M0070); Lac Lallié (KMMA 989); Lamto (KMMA 1268, 1342). ***Malacomys lukolelae***. – République Démocratique du Congo: Kakoi (CDC 1400, 1403, 1406, 1481, 1529–1531, 1685, 1692, 2000, 2226, 2227); Lukolela (AMNH 86811 holotype, 868154, 86823); Mbwambala (CDC 126, 175, 305, 437, 576, 1118, 1122, 2037, 2038, 2096, 2137, 2219, 2353, 2425, 2540); Menga (CDC 1893). ***Malacomys verschureni***. – République Démocratique du Congo: Epulu (AMNH 548800, FMNH 149556); Irangi (SMNS 45105, 45106, 45235, 45239, 45240, 45243, 45246, 45248, 45819, 45820, 45821 45825, 45826, 45872); Mamiki (KMMA 8211M1 holotype); Tandala (USNM 537865).

Praomys morio n'a pas été utilisé pour la comparaison puisque cette espèce a une aire de distribution très restreinte. Cette espèce, apparentée à *Praomys tullbergi* (Lecompte et al. 1999; Van der Straeten en prép.) est seulement trouvée sur le Mont Cameroun au dessus de 1000 mètres et sur les sommets de Bioko (au dessus de 1200 mètres). De même, *P. hartwigi* n'a pas non plus été utilisé dans cette étude pour la même raison que précédemment: cette espèce est uniquement connue des Monts Oku au Cameroun et des Monts Gotel au Nigeria. Les spécimens de Pointe Noire (Congo) et du Gabon attribués dans les collections du MNHN à «*P. lukolelae*» n'ont pas été incorporés dans ce travail (Van der Straeten en prép.).

La nomenclature dentaire est adaptée de Michaux (1971). Par convention les molaires supérieures sont notées M123/ et les inférieures M/123.

Les méthodes statistiques, les définitions et les descriptions des mesures (voir tableau 1) suivent Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie (1977) et Van der Straeten & Dieterlen (1987).

Pour l'analyse canonique (Seal 1964) nous avons utilisé la méthode, la terminologie et les programmes adaptés par Hebrant (1974). Cette analyse maximise la variation entre deux groupes et minimise la variation intra-groupe. Toutes les analyses portent sur 17 mesures crâniennes (Tab. 2) afin d'inclure le plus grand nombre de spécimens. *P. rostratus* a toujours été utilisé car il semble très proche biométriquement de *P. petteri*. Les mesures corporelles externes ont été enregistrées à partir des étiquettes des spécimens. Les spécimens ont été regroupé en classes d'âge en utilisant le degré d'usure des première et deuxième molaires supérieures (Verheyen & Bracke 1966). Ces classes d'âge ont été testées de manière à évaluer leur homogénéité statistique.

Les analyses ont été conduites en quatre étapes successives permettant de répondre à différentes questions concernant la biométrie de *Praomys petteri* parmi les espèces qui lui sont proches. Ainsi, la première analyse a porté sur la comparaison de *P. petteri* avec les espèces du complexe *tullbergi* provenant de Côte d'Ivoire et de République démocratique du Congo. Au total, 183 spécimens ont été utilisés se répartissant comme suit: 42 *P. petteri*, 84 *P. rostratus* (Côte d'Ivoire et l'holotype), 31 *P. tullbergi* (Côte d'Ivoire) et 26 *P. misonnei* (spécimens de Batiabongena, République Démocratique du Congo, et l'holotype). La seconde analyse

Tableau 1. Mesures (en mm) et poids (en grammes) de l'holotype (MNHN 1971–518) et des spécimens adultes de *Praomys petteri* nov. sp. d'Afrique (Cameroun, Congo, République Centrafricaine). Les nombres représentent, respectivement, la taille de l'échantillon, la moyenne, la variance et l'écart type.

Code	Variable	holotype	age class 2–3	age class 4–7
W	weight	–	3; 48,0 (41,0–54,0) 6,6	9; 49,3 (40,0–61,0) 6,8
HB	head and body length	115,0	13; 111,7 (73,0–139,0) 17,0	25; 122,5 (99,0–143,0) 10,5
HL	length of tail	145,0	14; 134,2 (99,0–155,0) 16,5	24; 143,3 (100,0–165,0) 12,8
HL+N	length of hind foot + nail	26,0	15; 25,4 (24,0–28,0) 1,1	27; 26,3 (24,0–28,0) 1,4
EL	length of ear	19,0	16; 17,7 (15,0–20,0) 1,5	27; 19,0 (15,0–22,0) 1,6
GRLE	greatest length of skull	34,20	15; 33,06 (31,50–34,40) 0,98	34; 34,62 (30,50–36,70) 1,37
PRCO	prosthion-condylion (condytobasal length)	31,45	16; 30,38 (28,05–31,80) 1,03	35; 32,24 (28,20–34,40) 1,40
HEBA	henselion-basion (basilar length)	26,85	16; 26,18 (23,80–27,85) 0,98	33; 27,81 (26,15–29,65) 1,06
HEPA	henselion-palation (palatilar length)	15,70	16; 15,22 (14,55–16,20) 0,45	35; 16,05 (13,90–17,35) 0,76
PAF	length of palatal foramina	6,90	17; 6,82 (6,10–7,45) 0,34	35; 7,23 (5,95–8,20) 0,50
DIA1	length of diastema	9,90	16; 9,99 (9,45–10,85) 0,38	35; 10,87 (9,15–11,85) 0,69
DIA2	distance between the anterior border of the alveolus of M^1 and the edge of upper incisor	10,75	13; 10,70 (10,25–11,75) 0,43	34; 11,49 (9,80–12,65) 0,70
INT	interorbital breadth	4,85	16; 4,75 (4,40–5,05) 0,16	35; 5,02 (4,65–5,45) 0,22
ZYG	zygomatic breadth on the zygomatic process of the squamosal	15,35	14; 14,97 (13,55–15,95) 0,62	34; 15,61 (14,50–17,15) 0,56
PAL	palate breadth between M^1-s	3,45	16; 3,14 (2,75–3,45) 0,22	35; 3,21 (2,85–3,80) 0,21
UPTE	length of upper cheekteeth	5,30	17; 5,12 (4,90–5,30) 0,12	35; 5,07 (4,65–5,50) 0,19
UPDE	breadth of upper dental arch (breadth across M^1-s	6,35	16; 6,12 (5,85–6,40) 0,15	35; 6,31 (5,85–6,70) 0,21
M^1	breadth of first upper molar (crown breadth)	1,45	17; 1,46 (1,40–1,55) 0,05	35; 1,44 (1,30–1,55) 0,05
ZYPL	breadth of zygomatic plate	3,85	15; 3,79 (3,40–4,20) 0,23	35; 4,01 (3,40–4,50) 0,25
BNAS	greatest breadth of nasals	3,50	15; 3,48 (3,15–3,75) 0,19	34; 3,73 (3,25–4,35) 0,23
LNAS	greatest length of nasals	13,40	14; 13,33 (12,45–14,05) 0,44	34; 13,84 (11,25–15,05) 0,76
LOTE	length of lower cheekteeth	4,90	13; 4,81 (4,60–5,05) 0,14	35; 4,78 (4,45–5,40) 0,20
CHOA	breadth of choanae (mesopterygoid fossa)	1,60	16; 1,50 (1,20–1,90) 0,20	35; 1,48 (1,10–1,85) 0,19
BUL	length of auditory bulla	4,60	16; 4,61 (4,40–5,00) 0,17	34; 4,63 (4,30–5,00) 0,14
BRCA	braincase breadth	12,80	16; 12,36 (11,65–12,95) 0,37	35; 12,63 (11,80–13,20) 0,32
DIN	depth of incisors	1,65	13; 1,63 (1,50–1,75) 0,07	34; 1,83 (1,65–2,25) 0,16
ROH	rostrum height at anterior border of M^1	7,35	16; 7,27 (6,80–7,65) 0,27	35; 7,89 (6,80–8,80) 0,42
ROB	rostrum breadth of anterior border of zygomatic plate	5,45	16; 5,37 (4,95–6,10) 0,35	35; 5,75 (5,05–6,50) 0,34
PCPA	distance between the extreme points of coronoid process and angular process	–	3; 9,48 (9,35–9,65) 0,15	19; 10,22 (9,70–11,00) 0,38

s'intéresse aux différences entre *P. petteri, Malacomys verschureni* et *M. lukolelae*. Cette analyse inclut tous les types et paratypes disponibles. L'échantillon comprend 174 spécimens avec 42 *P. petteri*, 84 *P. rostratus*, 18 *M. verschureni* et 30 *M. lukolelae*. Enfin, les deux dernières analyses éliminent d'abord les spécimens de *M. lukolelae* puis de *M. verschureni*, ceci afin d'obtenir une idée de la séparation entre *P. petteri* et *P. rostratus*. Ainsi la troisième analyse canonique est effectuée sur 144 spécimens tandis que la quatrième a été effectuée à partir de 126 spécimens divisés en trois groupes: 42 *P. petteri* (classes d'âges 2–7), 27 *P. rostratus* (classes d'âges 2–3) et 57 *P. rostratus* (classes d'âges 4–7).

Tableau 2. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,1864	0,2354
HEBA	0,2565	–0,0429
HEPA	0,6006	0,1686
PAF	–0,2193	0,5006
DIA1	0,3229	–0,1056
INT	0,0551	0,0988
ZYG	0,2723	–0,2411
UPTE	0,2286	0,2863
UPDE	0,2059	0,1850
M^1	0,1159	–0,1846
BNAS	–0,0894	0,2815
LNAS	0,2918	0,1099
LOTE	0,1668	0,3827
BUL	0,1940	–0,0058
BRCA	–0,0380	0,1928
ROH	–0,1210	0,3450
ROB	0,1627	–0,2012

Résultats

Description

Famille Muridae Illiger, 1815

Genre *Praomys* Thomas, 1915

A la différence du genre *Malacomys* (caractérisé ici par son espèce-type), le genre *Praomys* possède 6 tubercules plantaires (contre 5 chez *Malacomys*), des pieds proportionnellement plus courts et plus larges. Le crâne n'est pas très long, le rostre n'est ni étroit ni très allongé. A la différence de *Malacomys*, le foramen incisif est long, il commence, comme chez *Malacomys* à la base des incisives et se termine au niveau des premières molaires supérieures, contre au milieu du maxillaire chez *Malacomys* (au niveau du départ de la branche montante de l'arcade zygomatique). Les bulles tympaniques sont proportionnellement plus grandes chez *Praomys*. On note également des différences importantes dans l'organisation des tubercules dentaires des deux genres. Chez *Malacomys*: la 1ère molaire supérieure est allongée et étroite, avec des cuspides mal différentiées les unes des autres et non alignées. Les t1 et t4 sont grands, le t3 et t9 sont absents des 1ère et 2ème molaires supérieures. Les cuspides du prélobe des molaires inférieures sont mal différentiées, le cingulum postérieur des 1ère et 2ème molaires est grand. Il n'y a pas de cuspide cingulaire labiale sur la 1ère molaire inférieure.

Les particularités génériques décrites pour *Malacomys* ne s'appliquent pas toutes aux espèces *M. verschureni* et *M. lukolelae*. En effet, ces deux taxons possèdent 6 tubercules plantaires, un foramen incisif long comme *Praomys*. Dans les deux espèces on observe sur les molaires supérieures un t9 et parfois un t3 sur la M2/. Ceci confirme les problèmes d'attribution générique de *M. verschureni* et *M. lukolelae*.

Praomys petteri nov. sp. (Fig. 2)

Holotype. – Mâle adulte (classe d'âge 4), peau et crâne, MNHN 1971–518 (numéro original 570), Boukoko (La Maboké), République Centrafricaine, collecté par F. Petter en 1970. Caryotypé par Matthey: 2N=42-44 (aneuploïdie étendue: variation de 42 à 44 (données non publiées)). Les mensurations de l'holotype sont indiquées tableau 1.

Paratypes. – Listés comme suit: localité, nombre total d'individus, sexe et numéro du spécimen associé à l'acronyme du muséum.

République Centrafricaine (17): Boukoko (14), mâle MNHN 1963–587, 1967–1557, 1967–1576, 1971–519 (2N=42, NF=65 (Matthey 1965)), ZFMK 70.146, 92.319, 92.321, 92.322, femelle MNHN 1963–592, 1963–1093, 1967–1581, 1979–113, ZFMK 70.147, 92.320; Ngueguey (3) mâle MHNG 1686.51, 1686.53, femelle MHNG 1686.52.

Cameroun (12): Metet (1), mâle CM 4647; Mieri-Bimba (2), mâle RUCA 2956/0/19, 0/27/10; Nkolbisson (1), mâle MNHN 1970-326; Yaoundé (3) mâle MNHN 1969–111, femelle MNHN 1975–430, 1975–431, Yokadouma (2), mâle MNHN 1952–445, 1952–448; Zoatoupsi (2), mâle MNHN 1983–32, 1983–33; localité inconnue (1) femelle RUCA 2.867.

Congo (24): Béna (4) mâle MNHN 1991–105, 1991–106, femelle MNHNP 1991–107, 1991-108; Kuilele (11) mâle MNHN 1991–432, 1991–435, 1991–436, 1991–437, 1991–440, 1991–441, femelle MNHN 1991–431, 1991–433, 1991–434, 1991–439, 1991–442; M'Bila (1) femelle MNHN 1965–70; Ménengué (1) mâle MNHN 1991-109; Tchissanga (6), mâle MNHN 1991–110, 1991–113, femelle MNHN 1991–104, 1991–111, 1991–112, 1991–115; localité inconnue (1) mâle MNHN 1991–1110.

Diagnose. – *Praomys petteri* est caractérisé par son caryotype 2N=42, NFa=62, le X étant submétacentrique et le Y étant acrocentrique. Nombre de spécimens étudiés pour déterminer le caryotype: 2 individus à 2N=42 et 1 individu à 2N=42-44 (variation due à une aneuploïdie (Matthey, comm. pers.)).

Le nasal de *P. petteri* est plus court (13,67 mm (11,25 – 15,05) n= 49. (moyenne (min – max).

Différences avec les espèces du groupe *tullbergi*. – Cette espèce diffère de *P. tullbergi* par un crâne plus allongé, une taille plus grande, une constriction interorbitaire en amphore, de forme moins anguleuse que *P. tullbergi* et un pied plus long.

Cette espèce diffère de *P. misonnei* par une taille plus importante, un crâne plus allongé et plus étroit.

Cette espèce diffère de *P. rostratus* par un pied plus court et par des valeurs moyennes significativement différentes pour les variables «longueur du foramen palatin», «longueur du diastème», «largeur zygomatique au niveau du processus zygomatique du squamosal», «largeur de la boîte crânienne» et «hauteur du rostre au niveau du bord antérieur des premières molaires supérieures». *Praomys petteri* et *Praomys rostratus* possèdent par ailleurs des répartitions géographiques disjointes.

Cette espèce diffère de *Malacomys lukolelae*, avec laquelle elle a été un moment considéré comme conspécifique, par un pied plus court et des oreilles plus petites. Le patron dentaire de *P. petteri* diffère de celui de *M. lukolelae* par la présence d'un t3 sur la M1/ différencié du t2. La constriction interorbitaire de *M. lukolelae* est plus étroite que celle de *P. petteri* ainsi que la longueur du diastème.

Cette espèce diffère de *Malacomys verschureni* par un pied plus court, des oreilles plus petites; un t9 petit et non clairement distinct du t8 sur la M1/ et la M2/ et une constriction interorbitaire plus grande que chez *P. petteri*.

Etymologie. – Nous nommons cette nouvelle espèce de *Praomys* en honneur de notre ami et collègue Francis Petter qui a contribué dès le début à la connaissance de la systématique et de l'écologie des rongeurs de ce genre, ainsi que de nombreux mammifères africains.

Distribution connue. – *Praomys petteri* a été récolté uniquement au Nord du fleuve Congo, dans les zones forestières du Cameroun, Congo à la République Centrafricaine. Les points de récolte de *P. petteri* sont présentés sur une carte de la région (Fig. 1).

Biotope et écologie. – Au Congo, *P. petteri* a est collecté dans des milieux de forêts dégradées à des zones très secondaires et même aux abords immédiats des villages, dans lesquels ils peuvent entrer occasionnellement (Granjon 1991: p 275). Cette particularité témoigne de la grande souplesse écologique de cette espèce. En RCA, les *Praomys petteri* sont également trouvés en forêt dégradée (Genest-Villard, 1980).

Genest-Villard (1980) a étudié le régime alimentaire de *P. petteri* aux abords de La Maboké. Cette espèce est principalement insectivore (>75% du volume de l'estomac). Ce rongeur a un comportement de chasseur et recherche l'eau libre pour boire. *Praomys petteri* est partiellement frugivore: il se nourrit surtout des amandes et des graines. Il semble que

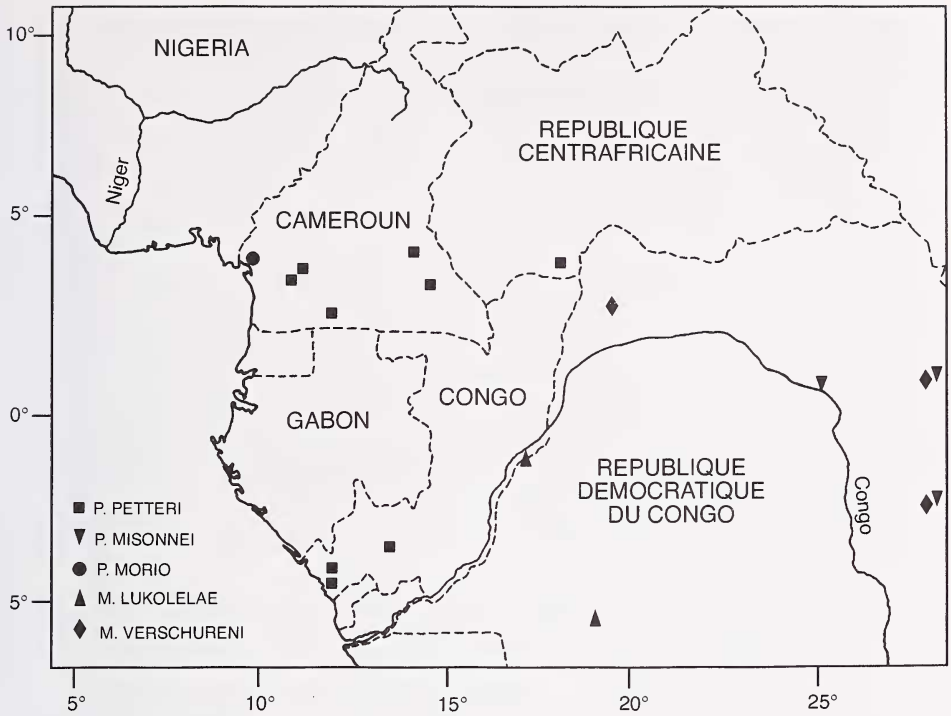

Fig. 1. La distribution de *Praomys petteri*.

P. petteri mange le plus de fruits en saison sèche, ceci étant probablement lié à la recherche d'eau. Cette espèce possède un terrier, dont l'orifice est bouché par des noyaux de fruits évidés et des feuilles mortes.

Il semble courant de rencontrer *P. petteri* en sympatrie avec d'autres espèces de *Praomys*. Ainsi, en RCA, à Boukoko dans la localité type, les collections du MNHN ont livré *P. petteri*, *P. jacksoni* et *P. tullbergi*. Il en est de même au Congo (Granjon 1991) et au Cameroun dans différentes localités.

Description. – *P. petteri* possède tous les caractères du complexe d'espèces *tullbergi*. Le t3 de la m1 est obsolète ou difficilement identifiable, la constriction interorbitale est douce, le bord est régulier et possède une forme légèrement en amphore, les crêtes supraorbitales sont très peu marquées (mais angulaires chez les vieux spécimens). Le foramen antérieur palatin parvient au niveau de la racine antérieure de la première molaire. Les plis palatins sont 2+7, contre chez 2+5 dans le complexe *jacksoni*.

On remarque dans l'ensemble une grande variabilité morphologique tant pour les caractères crâniens qu?externes. Nous ne présenterons ici que les caractères communs aux différentes populations et ceux de l'holotype.

Caractères externes. – Le pelage est doux, sans sous-poils. La couleur du pelage dorsal est profond ou brun sombre, parfois même très sombre (e.g. les spécimens de Ngueguey, Yokadouma, Zoatoupsi, Kuilele). Chez les individus adultes, la couleur du ventre est blanc-gris, comme chez *P. tullbergi*. La queue, plus longue que le corps, est colorée uniformément, parfois avec des taches irrégulières plus claires, caractères déjà présent chez les autres espèces de *Praomys*. Le pelage du dessus des pieds et mains présente des poils blancs.

La plupart des spécimens portent des poils blancs sur le bord des oreilles. La formule mammaire est de 1 paire de mamelles pectorales et de deux paires inguinales, soit 1+2 :6. Le pied postérieur possède 6 larges tubercules plantaires. Rarement de très petits tubercules accessoires sont présents. Le pied est assez long (24 à 28 mm) contre 23 à 26 chez *tullbergi* et 25 à 29 chez *rostratus*. Les vues externes dorsale et ventrale de l'holotype sont présentées dans la fig. 2.

Caractères crâniens. – Sur la série-type, les crêtes supraorbitales sont assez douces et peu marquées (mais angulaires chez les vieux spécimens et la constriction interorbitale est faiblement marquée et possède une forme légèrement en amphore. Le rostre et les nasaux sont longs, la boîte crânienne étroite, les sutures fronto-pariétales sont en U très arrondi. En vue ventrale, le foramen incisif parvient au niveau de la racine antérieure de la M1/ mais ne pénètre jamais entre les molaires. Les rangées dentaires sont de petite taille et très droites et parallèles. La région ptérygoide est plane et étroite, les bulles sont de petite taille avec une partie mastoïdienne légèrement enflée. La crête supra-mastoïdienne est oblique bien marquée. Le foramen occipital assez aplati dans le sens dorso-ventral, tout comme le crâne, assez plat dans l'ensemble.

En vue latérale, les incisives sont opistodontes, les arcades zygomatiques forment un demi-cercle et sont assez larges dans la zone de contact maxillaire-jugal.

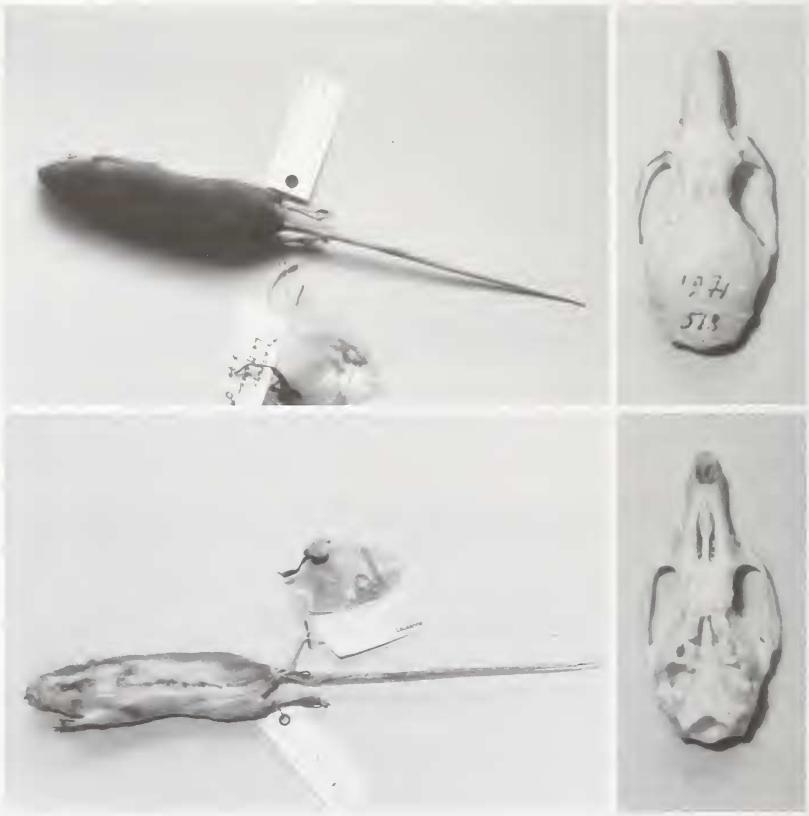

Fig. 2. Photographies de l'holotype de *P. petteri* nov. sp. (MNHN 1971–518, RCA). Vue dorsale et ventrale de la peau et du crâne.

Fig. 3. Photographies prises au M.E.B. des rangées dentaires gauches supérieures et inférieures d'un paratype (MNHN CG 1952–445, Cameroun) (x13).

La mandibule est assez haute surtout dans la zone angulaire et la crête masséter très courte et relevée relie l'avant de la M/1 à la bordure coronoïde de la mandibule.

Les vues crâniennes dorsales et ventrales de l'holotype sont présentées dans la fig. 2.

Caractères dentaires. – M1/: le t3 est obsolète ou difficilement identifiable. Le t1 est bien différencié du t2 et le type (1971-518) présente un t1 bis. Le t2 et le t3 de la M1/ ne sont pas alignés, le t3 étant peu individualisé mais visible en arrière du t2. Le t4 est bien développé et terminé par une petite crête longitudinale le reliant au t8 peu massif et mal séparé d'un petit t9 mal individualisé. On note la trace d'un petit cv5 englobé dans le chevron t8–t9 mais toujours visible malgré le stade d'usure assez avancé du type. Il y a un t9 clair sur les M1/ et M2/.

M2/: Le t3 est petit à très petit.

M3/: t3 absent.

M/1: Le prélobe est disymétrique du côté labial avec peu de cingulum entourant la dent. On observe juste la trace d'un cv5 incorporé dans le deuxième chevron. Le cingulum postérieur est fort. Il y a la trace d'une petite crête stéphandonte sur le deuxième chevron et les tubercules sont assez alternes.

M/2: le cingulum postérieur est aussi fort que sur la M/1. On n'observe pas de cingulum antéro-labial.

M/3: On n'observe pas de cingulum antéro labial.

Les rangées dentaires supérieures et inférieures d'un paratype (MNHN 1952-445, Cameroun) sont présentées dans la fig. 3.

Données biométriques. – Pour les mesures de l'holotype et des paratypes, voir tableau 1. Pour les mesures des autres espèces du complexe *tullbergi* voir Van der Straeten & Verheyen (1981) (pour *P. tullbergi* et *P. rostratus*) et Van der Straeten & Dieterlen (1987) pour *P. misonnei*.

Données cytogénétiques. – Le caryotype a été décrit par Matthey (1965) à partir du spécimen 1971–519 à 2N=42 chromosomes. Deux autres spécimens ont été caryotypés à

2N=42. L'holotype (1971-518) présente une variation entre 42 et 44 chromosomes (Matthey, comm. pers.), qui pourrait résulter d'une mauvaise préparation ou de la présence éventuelle de chromosomes surnuméraires (chromosomes B). Ces trois spécimens, malgré l'aneuploïdie, appartiennent bien à la même espèce (Matthey, comm. pers.).

Affinités phylogénétiques de *P. petteri*. – Chevret et al. (1994) ont réalisé une étude phylogénétique du complexe *Praomys* basée sur l'hybridation ADN/ADN. Dans cette étude, *P. petteri*, alors appelé *P. lukolelae*, a été intégré et apparaît étroitement apparenté à *P. tullbergi*.

Cette espèce a été utilisée dans une étude cladistique basée sur des caractères morphologiques qualitatifs sous le nom de *Praomys* sp. (Lecompte et al. sous press). Dans cette étude, *Praomys petteri* semble étroitement apparentée aux espèces *P. rostratus* et *P. misonnei* au sein du complexe *tullbergi* mais aucune autapomorphie ne se dégage. Par ailleurs, une étude moléculaire est en cours.

Analyse canonique

Plusieurs analyses canoniques ont été effectuées et nous présentons les résultats pour quatre d'entre elles suivant le protocole défini dans la partie matériel et méthodes.

Tout d'abord, la comparaison de *P. petteri* avec différentes espèces du complexe *tullbergi* collectées en Côte d'Ivoire et en République démocratique du Congo montre sur le graphe des axes 1 et 2 de l'analyse (Fig. 4; Tab. 2) une très nette séparation entre les groupes *rostratus, petteri, tullbergi* et *misonnei*. L'axe 1 contient 49% de la variance totale et représente un axe de taille opposant *P. petteri* à *P. tullbergi* avec les espèces *rostratus* et *misonnei* en position intermédiaire.

En raison de la grande taille crânienne de *P. petteri* et de la confusion entre *Praomys* et *Malacomys* à cause de l'espèce *lukolelae*, évoquée plus haut, il était nécessaire d'utiliser l'analyse canonique pour comparer avec les différentes espèces de *Malacomys* connues et leurs

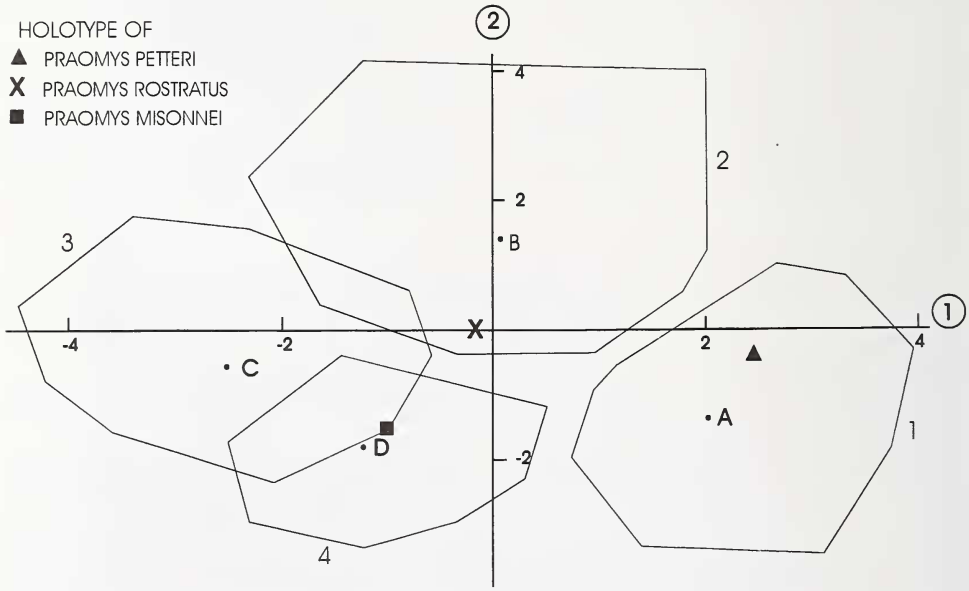

Fig. 4. Analyse canonique des *Praomys* (17 mesures); variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *Praomys petteri*; 2-B: *P. rostratus*; 3-C: *P. tullbergi*; 4-D: *P. misonnei*.

holotypes. La fig. 5 et le tableau 3 présentent le graphe des axes 1 et 2 qui représentent respectivement 48,3 et 34,7 % de la variance totale, tandis que le troisième axe a une valeur de 17 %, ce qui n'est pas négligeable.

Comme *M. lukolelae* se montre clairement discriminé par l'analyse précédente, nous avons décidé de le supprimer de l'analyse canonique. La fig. 6 (Tab. 4) montre que lorsque ce dernier est éliminé, on obtient des axes 1 et 2 plus représentatifs de la variance totale avec 60,8 % et 39,2 % de variation respective et une meilleure séparation des trois espèces restantes. Ainsi, cette fois, *M. verschureni* est distinct de *P. rostratus* le long de l'axe 1. Les variables qui ont le plus de poids sur cet axe sont la longueur du foramen palatin (PAF), la distance entre les M1/, la largeur zygomatique (Tab. 4). Il est à noter que ces trois variables sont aussi importantes pour expliquer l'axe 2 et qu'elles contribuent donc également à séparer *P. petteri* des deux autres espèces. Les variables qui ne jouent uniquement que sur l'axe 1 sont les dimensions nasales. Il est à noter que dans cette analyse, le type de *M. verschureni* est très éloigné du centroïde du groupe.

Enfin, une dernière analyse s'attache à montrer les différences de variabilité entre les deux espèces *P. rostratus* et *P. petteri* en fonction des différentes classes d'âge. L'axe 1 (80,9 % de la variance totale) sépare les deux espèces tandis que l'axe 2 (19,1 % de variance) sépare les différentes classes d'âge (Fig. 7; Tab. 5). *P. petteri* est différent de *P. rostratus* par une taille plus grande des variables HEBA, HEPA, DIA1, ZYG, LNAS, BUL, ROB et une taille plus petite pour PAF, UPTE, UPDE.

En conclusion, il ressort des analyses canoniques que, sur la base de caractères biométriques, *P. petteri* ne peut être confondu avec aucune des espèces du groupe *tullbergi* et qu'il est différent des *Malacomys* et notamment de *M. lukolelae*.

Tableau 3. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,3347	–0,0577
HEBA	–0,1666	0,1248
HEPA	0,4947	0,2224
PAF	0,2503	–0,3723
DIA1	0,2470	0,0818
INT	–0,0781	0,4157
ZYG	0,3101	0,3799
UPTE	0,1993	0,1415
UPDE	–0,2115	–0,2645
M^1	–0,1060	–0,0821
BNAS	–0,0600	–0,3834
LNAS	–0,1259	0,3549
LOTE	0,0484	0,0393
BUL	–0,3527	0,1609
BRCA	0,0990	0,0346
ROH	0,3167	–0,2091
ROB	–0,1938	0,1649

Tableau 4. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,1380	–0,0027
HEBA	–0,1607	–0,0225
HEPA	–0,1038	–0,1902
PAF	0,4096	0,2942
DIA1	0,0123	–0,4219
INT	–0,4266	0,4033
ZYG	–0,2819	–0,3072
UPTE	–0,1239	0,2481
UPDE	0,1712	–0,1478
M^1	0,0821	–0,2307
BNAS	0,3208	0,0892
LNAS	–0,4172	0,1510
LOTE	0,0266	0,2697
BUL	–0,2745	0,0910
BRCA	–0,0119	0,3704
ROH	0,2713	0,1872
ROB	–0,1921	–0,1455

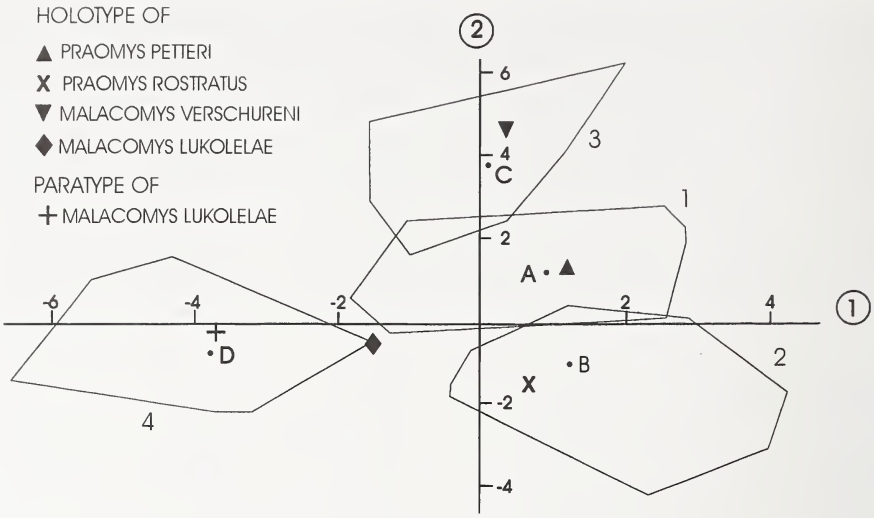

Fig. 5. Analyse canonique des *Praomys* et des *Malacomys* (17 mesures); variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *Praomys petteri*; 2-B: *P. rostratus*; 3-C: *Malacomys verschureni*; 4-D: *M. lukolelae*.

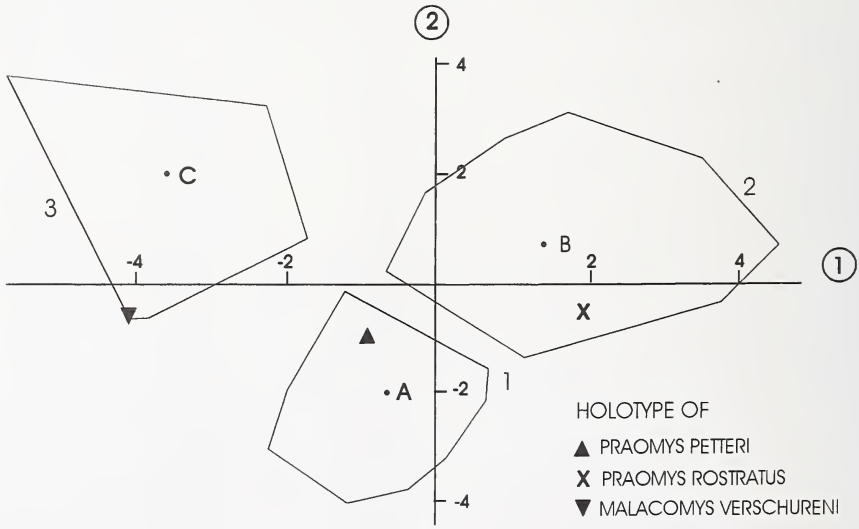

Fig. 6. Analyse canonique des *Praomys* et des *Malacomys* (17 mesures), variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *Praomys petteri*; 2-B: *P. rostratus*; 3-C: *Malacomys verschureni*.

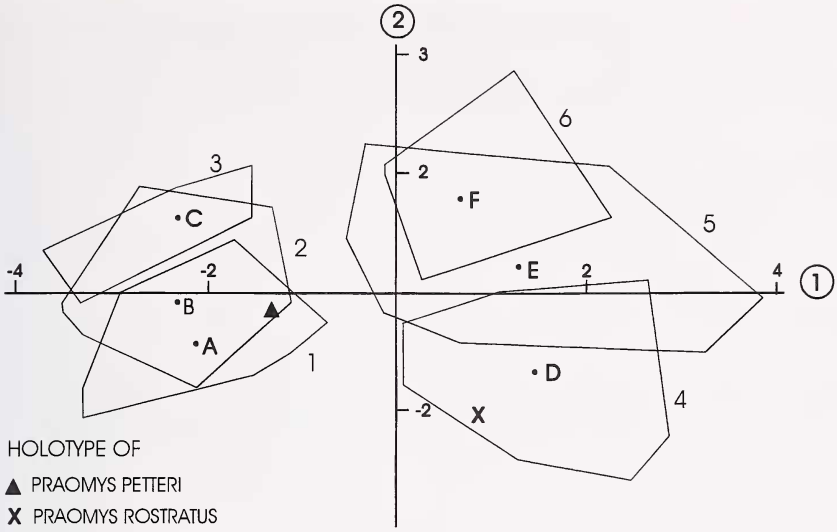

Fig. 7. Analyse canonique des *Praomys* (17 mesures); variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *P. petteri* classes d'âge 2-3; 2-B: *P. petteri* classes d'âge 4-5; 3-C: *P. petteri* classes d'âge 6-7; 4-D: *P. rostratus* classes d'âge 2-3; 5-E: *P. rostratus* classes d'âge 4-5; 6-F: *P. rostratus* classes d'âge 6-7.

Tableau 5. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,0496	0,4410
HEBA	–0,1326	0,4307
HEPA	–0,2322	0,0995
PAF	0,4853	0,2333
DIA1	–0,3698	0,3270
INT	0,0783	0,0419
ZYG	–0,4170	0,1342
UPTE	0,0840	0,2759
UPDE	–0,0182	0,2040
M^1	–0,1208	–0,1306
BNAS	0,2011	0,2041
LNAS	–0,1629	0,3135
LOTE	0,2683	–0,2004
BUL	–0,0625	–0,1431
BRCA	0,2833	0,1900
ROH	0,2850	0,1598
ROB	–0,2178	–0,1790

Discussion

Les analyses biométriques effectués précédemment montrent que *P. petteri* est une assez grande espèce du complexe *tullbergi* mais qu'elle présente des proportions distinctes des autres membres du groupe. Ce résultat confirme ceux des analyses moléculaires basées sur l'hybridation ADN/ADN, ainsi que les données cytogénétiques et les essais de croisement de *P. petteri* avec d'autres espèces du complexe *tullbergi*. Dans l'ensemble, il n'existe que très peu de caractères morphologiques discriminants entre les espèces du complexe *tullbergi*, ces caractères sont de surcroît soumis à une forte variabilité. Cette situation est connue en Afrique tropicale dans d'autres complexes de rongeurs Murinae et Gerbillinae, comme chez *Mastomys* (Granjon et al. 1997), *Arvicanthis*

(Ducroz et al. 1997) ou *Taterillus* (Dobigny & Denys, ss presse). Dans ces complexes, il est parfois très difficile, voire impossible de différencier les espèces sur la base de la morphologie, il faut alors avoir recours à la cytogénétique, à des analyses moléculaire ou à des études de morphométrie plus approfondies.

Cependant, les traits morphologiques et biométriques sont difficilement exploitables sur le terrain, d'autant plus qu'ils varient beaucoup et souvent avec l'âge. Cette situation est d'autant plus problématique que différentes espèces du genre *Praomys* voire du complexe *tullbergi* sont sympatriques. Il peut apparaître assez surprenant que ces espèces proches soient ainsi piégés ensemble, ce qui pourrait laisser supposer qu'elles partagent le même biotope. Mais le fait de piéger au même endroit ces différentes espèces ne signifie pas qu'elles soient syntopiques, ces espèces peuvent diverger du point de vue de leur niche écologique bien que partageant le même milieu, qui a peut-être été hérité de leur ancêtre commun (théorie du tracking habitat: Vrba 1992). Le manque de données écologiques précises pour les différentes espèces du complexe *tullbergi* ne permet pas de vérifier cette hypothèse. Une bonne identification par les marqueurs cytogénétiques sur le terrain devrait permettre de progresser dans la connaissance de l'écologie de ces espèces, ce qui nous permettra de mieux comprendre les mécanismes de spéciation sous-jacents.

Un deuxième résultat des analyses canoniques concerne la discrimination biométrique nette entre les genres *Praomys* et *Malacomys*. La différentiation *Praomys-Malacomys* a déjà été mise en évidence par des analyses cytogénétiques (Viégas-Péquignot et al. 1986) et moléculaires (Chevret *et al.*, 1994). Ces travaux avaient porté sur *Malacomys longipes* (espèce-type du genre) alors que *M. verchureni* et *M. lukolelae* n'avaient pas été intégrés malgré leur statut problématique. Hors ici, l'analyse morphométrique confirme la divergence entre *Praomys* et ces deux espèces. Des études phylogénétiques basées sur l'analyse cladistique de caractères crâniodentaires et du séquençage de l'ADN sont en cours pour résoudre ce problème.

Les espèces de *Praomys* sont réparties dans les forêts tropicales, il est donc intéressant de comparer la distribution des espèces avec les positions supposées des refuges forestiers quaternaires, ce que nous appliquons ici à *P. petteri* et aux espèces du groupe *tullbergi*.

Ainsi, *P. rostratus* est présent uniquement en Afrique de l'Ouest, limité à l'Est par le «Dahomey Gap», ce qui correspond à la position du refuge occidental selon Grubb (1978). *P. tullbergi* est trouvé du Sénégal en RCA, ce qui correspond au refuge occidental et au refuge ouest-central (Camerouno-gabonais). *P. misonnei* est réparti en Afrique centre-est, cette distribution correspond à la position du refuge est-central.

Pour le moment, *Praomys petteri* n'est connu que du Cameroun au Congo et à la RCA (Fig. 1), soit sur la rive droite du fleuve Congo. Sa distribution serait limité au Nord par les savanes, au sud par le fleuve Congo qui aurait pu jouer le rôle de barrière géographique pour cette espèce, tout comme pour *P. tullbergi*. *Praomys petteri* n'a pas été trouvé à l'est du bassin du Congo, sa distribution correspondrait au refuge ouest-central (Camerouno-gabonais). Cependant, les limites orientales de la distribution de *P. petteri* ne sont pas connues et il subsiste beaucoup d'incertitudes sur la distribution géographique des espèces du groupe *tullbergi*. Cependant un rapide examen de la distribution des mammifères des forêts tropicales d'Afrique montre une distribution concordante pour des primates de forêt comme *Cercopithecus cephus,*

Colobus guereza, le gorille (*Gorilla gorilla*) et le chimpanzé des plaines (*Pan troglodytes*) (Gautier-Hion et al. 1999) ou pour des écureuils (*Funisciurus isabella; F. leucogenys; Epixerus ebii*) ou un carnivore (*Crossarchus obscurus*) (Kingdon 1997). Cette congruence suggérerait un mécanisme d'évolution commun pour les espèces mammaliennes de la région.

Ce travail a donc permis de différencier une nouvelle espèce au sein du complexe *tullbergi*. *P. petteri* se caractérise à la fois par peu de caractères diagnostiques et une très forte variabilité morphologique. Parmi ces caractères, le caryotype permet d'identifier sans ambiguïté l'espèce alors que la morphométrie caractérise *P. petteri* de manière plus relative. En effet, sa discrimination dépend de l'échantillonnage taxonomique et de l'effectif employés. Ce travail a montré une nette séparation de *P. petteri* au Nord du fleuve Congo et de *M. lukolelae* au Sud.

Néanmoins, il est nécessaire de collecter de nouvelles données pour le complexe *tullbergi*. Des études morphologiques plus approfondies complétées par des analyses cytogénétiques et moléculaires permettraient d'éclairer la systématique confuse de ce genre.

Gazetteer

Côte d'Ivoire	
Adiopodoumé	05°19'N, 04°08'W
Lac Lallié	05°15'N, 04°08'W
Lamto	06°12'N, 04°58'W
Cameroun	
Metet	02°11'N, 11°00'E – 03°26'N, 12°01'E
Meiri-Bimba de	04°15'N, 13°59'E – 04°10'N, 14°07'E
Nkolbisson	03°51'N, 11°37'E
Yaoundé	03°52'N, 11°31'E
Yokadouma	03°26'N, 15°06'E
Zoatoupsi	03°49'N, 11°23'E
Congo (Brazzaville)	
Béna	04°02'S, 11°50'E
Kuilele	pas retrouvé
M'Bila	03°12'S, 13°20'E
Ménengué	04°16'S, 11°47'E
Tchissanga	04°32'S, 11°46'E
République Centrafricaine	
Boukoko	03°54'N, 17°56'E
Ngueguey	pas retrouvé
République Démocratique du Congo	
Batiabongena	00°36'N, 25°13'E
Epulu	01°26'N, 28°36'E
Irangi	01°54'S, 28°27'E
Kakoi	05°06'S, 18°58'E
Lukolela	01°03'S, 17°12'E
Mamiki	00°40'N, 29°35'E
Mbwambala	05°03'S, 18°54'E
Menga	05°04'S, 18°55'E
Tandala	03°02'N, 19°21'E
Libéria	
Mont Koffee	06°30'N, 10°35'W

Remerciements

Nous remercions les collègues suivants pour nous avoir permis d'examiner les spécimens sous leur protection: G. Musser (AMNH), D. Schlitter (CM), B. Patterson (FMNH), W. Van Neer (KMMA), L. de Roguin (MNHG), M. Tranier et J. Cuisin (MNHN), F. Dieterlen (SMNS), M. Carleton (USNM), R. Hutterer (ZFMK) et A. Dudu (collection privée). Le travail de terrain et le séjour d'E. VDS dans les différents musées a été financé par le F.K.F.O., le Fonds National de la recherche Scientifique en Belgique.

Résumé

Dans ce travail nous présentons le point sur la systématique des *Praomys* du complexe *tullbergi*. L'analyse morphologique et morphométrique ont permis d'identifier une nouvelle espèce *Praomys petteri*, au sein du complexe *tullbergi*, répartie en République Centrafricaine, au Cameroun et au Congo. Ceci a aussi permis de clarifier le problème de la définition de «*lukolelae*». Les résultats obtenues sont congruents avec les données moléculaires et cytogénétiques précédemment acquises et actuellement en cours.

Références

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 83: 1–763.

Chevret, P., Granjon, L., Duplantier, J. M., Denys, C. & Catzeflis, F. M. (1994): Molecular phylogeny of the *Praomys* complex (Rodentia: Murinae): a study based on DNA/DNA hybridization experiments. – Zool. J. Linn. Soc. 112: 425–442.

Dobigny, G. & Denys, C. (ss presse): Etude morphométrique des espèces ouest africaines du genre *Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae): – Zoosystema.

Ducroz, J.-F., Granjon, L. Chevret, P., Duplantier, J.-M., Lombard, M. & Volobouev, V. (1997): Characterization of two distinct species of *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae) in West Africa: cytogenetic, molecular and reproductive evidence. – J. Zool. Lond. 241: 709–723.

Eisentraut, M. (1970): Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Praomys* auf Fernando-Poo und in West-Kamerun. – Z. Säugetierk. 35: 1–15.

Gauthier-Hion, A., Colyn, M. & Gautier, J. P. (1999): Histoire naturelle des primates d'Afrique centrale. – Ecofac editeur, 162 p.

Genest-Villard, H. (1980): Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (Région de M'Baiki, République Centrafricane). – Mammalia 44: 423–484.

Granjon, L. (1991): Les rongeurs Myomorphes du bassin du Kouilou (Congo). – Tauraco Research Report 4: 265–278.

Granjon, L., Duplantier, J.-M., Catalan, J. & Britton-Davidian, J. (1997): Systematics of the genus *Mastomys* (Thomas, 1915) (Rodentia: Muridae). A review. – Belg. J. Zool. 127 (suppl. 1): 7–18.

Grubb, P. (1982): Refuges an dispersal in the Speciation of African Forest Mammals. – In: Biological Diversification in the Tropics. Prance, G.T. New York, Columbia University Press: 714.

Hatt, R. T. (1934): Fourteen hitherto unrecognized African rodents. – Am. Mus. Novit. 708: 1–15.

Hebrant, F. (1974): Problèmes de discrimination dans le cas de plusieurs populations. – Biométrie-Praximétrie 14: 15–41.

Kingdon, J. (1997): African mammals. – Academic Press, 464 pp.

Lecompte, E., Granjon, L. & Denys, C. (in press): The phylogeny of the *Praomys* complex (Rodentia: Muridae) and its phylogeographic implications. – J. Zool. Syst. Evol. Res.

Lecompte, E., Van der Straeten, E., Petter, F. & Denys, C. (1999): Caractéristiques crânio-dentaires de l'holotype de *Praomys morio* (Rodentia, Muridae). – Mammalia 63: 530–534.

Leirs, H. and other study group members (1999): Search for the Ebola Virus Reservoir in Kikwit, Democratic Republic of the Congo: Reflections on a Vertebrate Collection. – The Journal of Infectious Diseases 179 (Suppl 1): 155–163.
Matthey, R. (1958): Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia). – Acta Tropica 15: 97–117.
Matthey, R. (1959): Formules chromosomiques de Muridae et de Spalacidae. La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères. – Revue suisse Zool. 66: 173–209.
Matthey, R. (1963): La formule chromosomique chez sept espèces et sous-espèces de Murinae africains. – Mammalia 27: 157–176.
Matthey, R. (1965): Etudes de cytogénétique sur les Muridae africains appartenant aux genres *Arvicanthis*, *Praomys*, *Acomys* et *Mastomys* (Rodentia). – Mammalia 29: 228–249.
Matthey, R. (1970): Caryotypes de Muridés et de Dendromuridés originaires de République Centrafricaine. – Mammalia 34: 459–466.
Michaux, J. (1971): Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe sud-occidentale. Evolution et rapports avec les faunes actuelles. – Paleobiologie continentale 2 (1): 1–67.
Musser, G. G. & Carleton, M. D. (1993): Family Muridae. – In: Wilson, D. E. & Reeder, D.M. (éd.). Mammals Species of the world: A Taxonomic and Geographical Reference. Smithsonian Institution Press, Washington & London: 501–756.
Petter, F. (1965): Les *Praomys* d'Afrique Centrale. – Z. Säugetierk. 35: 1–15.
Petter, F. (1975): Les *Praomys* de la République Centrafricaine (Rongeurs, Muridés). – Mammalia 39: 51–56.
Robbins, B. C. & Van der Straeten, E. (1982): A new specimen of *Malacomys verschureni* from Zaïre, Central Africa (Rodentia: Muridae). – Revue zool. afric. 96: 216–220.
Seal, H. L. (1964): Multivariate statistical analysis for biologists. – Methuen & Co, London.
Taylor, P. J. (2000): Patterns of chromosomal variation in southern African rodents. – J. Mammal. 81: 317–331.
Thomas, O. (1915): List of Mammals collected on the upper Congo by Christy for the Congo Museum, Tervuren. – Ann. Mag. nat. Hist. 8(16): 465–481.
Van der Straeten, E. & Van der Straeten-Harrie, B. (1977): Etude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et *d'Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. – Acta zool. path. antverp. 69: 169–182.
Van der Straeten, E. & Dieterlen, F. (1987): *Praomys misonnei*, a new species of Muridae from Eastern Zaïre (Mammalia). – Stuttg. Beitr. Naturk., Serie A (Biologie), 402: 1–11.
Van der Straeten, E. & Dudu, A. M. (1990): Systematics and distribution of *Praomys* from the Masako Forest Reserve (Zaïre), with the description of a new species. – In: Peters, G. & Hutterer, R. (éd.): Vertebrates in the Tropics. Museum Alexander Koenig, Bonn: 73–83.
Van der Straeten, E. & Kerbis Peterhans, J. C. (1999): *Praomys degraaffi*, a new species of Muridae (Mammalia) from central Africa. – South African J. Zool. 34: 80–90.
Van der Straeten, E. & Verheyen, W. (1981): Etude biométrique du genre *Praomys* en Côte d'Ivoire. – Bonn. zool. Beitr. 32: 249–264.
Verheyen, W. & Bracke, E. (1966): The influence of aging on the craniometrical characters of *Praomys jacksoni* (De Winton, 1897). – Annls Mus. r. Afr. centr., Série in-8, Sci. Zool. 144: 91–110.
Viégas-Péquignot, E., Petit, D., Benazzou, T., Prod'homme, M., Lombard, M., Hoffschir, F., Descailleaux, J. & Dutrillaux, B. (1986): Evolution chromosomique chez les Rongeurs. – Mammalia 50 (n spécial): 164–202.
Vrba, E. S. (1992): Mammals as a key to evolutionary theory. – J. Mammal. 73: 1–28.

E. Van der Straeten, Universiteit Antwerpen-RUCA, Departement Biologie, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgium. – E. Lecompte, C. Denys, Muséum national d'Histore naturelle, Lab. Mammifères et Oiseaux, 55 rue Buffon, F-7500 Paris, France.